

SZEMLE

A növények kommunikációjáról – ami a föld felett történik

SZIGETI Zoltán¹ és PARÁDI IstvánELTE Biológiai Intézet, Növényélettani és Molekuláris Növénybiológiai Tanszék,
1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C; 1szigzol@gmail.com

Elfogadva: 2020. február 3.

Kulcsszavak: akusztikus érzékelés, illóanyagok növényi érzékelése, kémiai védekezés, növényi kommunikáció, növény-herbivór kapcsolat, szemle.

Összefoglalás: A kommunikáció az élet valamennyi formájában és szintjén létező jelenség, ezért természetes, hogy a növények is kommunikálnak, ami régóta foglalkoztatja a növénybiológusokat. Az elmúlt 30-40 évben kialakult modern módszerek lehetőséget adtak a jelenség közvetlenebb megismerésére. A növényi kommunikáció a növények közötti, illetve a növények és a környezet más élő elemei közötti információcserét jelenti. Ez történhet azonos és különböző növényfajok közt, de ide tartozik a növény és az azt károsító rovarok vagy mikrobiális patogének közötti kommunikáció is, illetve a hasznos szimbionta szervezetekkel folytatott információcsere is. Leggyakoribb módja a különböző biogén illékony szerves anyagok kibocsátása és érzékelése. A dolgozatban szó-lunk ezeknek az anyagoknak a funkciójáról, az érzékeléséről és az ezt befolyásoló tényezőkről. Em-lítést teszünk a növényi akusztikus érzékelés – egyesek szerint „akusztikus kommunikáció” – kuta-tásának kezdeti eredményeiről.

Bevezetés

A növények képezik az élővilág evolúciósan legfiatalabb birodalmát, hiszen a szárazföldi virágos növények evolúciója csak kb. 200 millió évvel ezelőtt kezdődött. Fontos szerepük van a földi anyagforgalomban, és meghatározó jelentőségűek az atmoszféra oxigéntartalmának kialakításában és fenntartásában. A növények nem csak passzív elszenvedői a környezetükben történő eseményeknek. Érzékelik – többek között – a fényt, a gravitációt, a nedvességet, a hőt, és a bejövő ingereknek megfelelően reagálnak, például igyekeznek anyagcseréjükkel kivédeni, növekedésükkel elkerülni a káros hatásokat. Nem alaptalan azt feltételezni, hogy a növények – sokrétű működésük során – egymással és a környezetükkel is kommunikációs kapcsolatban vannak.

Egy élő szervezetnek, így egy növénynek a működése sem képzelhető el egyes részeinek koordinált együttműködése nélkül, ami valamennyi szerveződési szinten – a sejto rganellumok, a sejtek, a szervek szintjén – folyamatosan zajló kommunikáción alapul. Ugyanígy az azonos és a különböző fajú növények, valamint a növények és más – velük kapcsolatba kerülő – élőlények együttélése, kapcsolata is kommunikáció révén koordinálódik. A növényi és állati kommunikáció közt a fő különbség az, hogy a növényeknél nincs

meg az organizmus szintjén központosított jelfeldolgozás/értékelés/válasz koordináció, azaz nincs központi idegrendszerük. Nincsenek az egyedi ingereket felfogó specializált érzékszerveik sem. Az érzékelés, a feldolgozás a szervezetben mindenütt történhet.

A fitobiomot a növények és környezetük alkotják, beleértve a velük kölcsönható különböző mikroszkopikus és makroszkopikus élő szervezeteket, melyek együttesen befolyásolják a növények egészséges működését és produktivitását. A növényi jelmolekulák a fitobiom alakításában csalogatás, taszítás vagy a különböző szervezetek és a környezet közti kölcsönhatások koordinálása révén vesznek részt, tehát egyfajta kommunikációt valósítanak meg. Ebben jelentős szerepe van a gyökérexudátumoknak, valamint a növények által kibocsátott illékony anyagoknak is (LEACH et al. 2017).

A növényi kommunikáció régóta foglalkoztatja a kutatókat, de a folyamat megismerésében lényegesnek tekinthető előrelépés az elmúlt négy évtizedben történt. A kommunikációban a növény bármely része részt vehet. Jelen áttekintésben a növények talaj feletti részeit érintő kommunikáció kutatásával kapcsolatban elért lényeges eredményeket foglaljuk össze.

A kommunikációról általában

Köznyelvi értelemben a kommunikáció nem más, mint az információ átadása egy küldőtől, feladótól a befogadónak, aki ezt az információt felhasználja annak eldöntésére, hogy hogyan reagáljon. Fogalmára szinte számtalan definíciót adtak már meg. Az egyik legszélesebb, általános meghatározás, vagy inkább körülírás az, mely szerint „kommunikáció valósul meg egy egyed (a küldő, feladó) és egy másik egyed (a befogadó) között, ha a küldő jellemzői úgy befolyásolják a befogadó érzékelő rendszerét, hogy annak viselkedésében változás következik be (ahhoz a helyzethez képest, amikor a küldő jellemzői még mások voltak)” (SCHAEFER és RUXTON 2011). Jóllehet az 'információ' fogalma nem jelenik meg ebben a definícióban, de burkoltan benne van: a befogadó viselkedésének változását ugyanis információs állapotának változása határozza meg.

A biológiai kommunikáció egy jel, jelzés (cue) átvitele az egyik egyedtől a másikhoz, amikor is a küldőnek nem szándéka a közlés, és az is közömbös, hogy a közlés hasznos vagy káros akár a küldőnek, akár a befogadónak (KARBAN 2008).

A növényi kommunikáció létezését hosszú időn át csak feltételezték, de ma már egy sor bizonyíték van arra vonatkozóan, hogy a növények egymástól és a környezetükből jeleket fogadnak és jeleket adnak le. A föld feletti szervek közt ennek közege a levegő, míg a gyökerek régiójában – a közvetlen érintkezéssel, vagy a szimbionta gombák közreműködésével, illetve az exudátumok diffúziójával zajló kommunikációban – a jelátvitel közege a talaj.

Illékony szerves anyagok, mint a növényi kommunikáció eszközei

1983-ból származnak az első tudományos közlemények a „beszélő fákról”, amikor arról számoltak be, hogy az a szitka fűz (*Salix sitchensis* Sanson ex Bong) példány, amely egy lepke hernyója által megtámadott fajtársa mellett fejlődött, nagyobb ellenállást mutatott e kártevővel szemben, mint a rágáskárt szenvedő növénytől távolabb elhelyezkedő egészséges társai (RHOADES 1983). Azt feltételezték, hogy a károsított egyed egy légnemű jellel figyelmeztette a közelében lévő, még érintetlen növényt a fenyegető veszélyre. Ezt a

feltételezést hamarosan nyárfával végzett vizsgálatokban is megerősítették (BALDWIN és SCHULTZ 1983). Ezeket az eredményeket akkoriban nagyon kétkedve fogadták, de jóval később egy precízen kivitelezett kísérletben minden kétséget kizáróan bizonyították az illékony anyagokkal történő kommunikációt az egyes egyedek között más *Salix* fajok esetében is (PEARSE et al. 2013).

A kommunikáció eszközeként a növényeknek is szükségük van egy „nyelvre”, s ebben a nyelvben bizonyos illékony szerves anyagok jelentik a szavakat. Az egyes vegyületek mennyisége és részaránya a kibocsátott illóanyag keverékben lehetővé teszi számukra, hogy olyan komplex jeleket képezzenek, melyeket a nyelvészet analógiájára mondatoknak tekinthetünk.

Régóta ismert az illóanyag kibocsátás a virágok esetében, ami nemcsak a beporzók vonzása szempontjából fontos, hanem a más növényekre gyakorolt hatás miatt is. Ezeknek az illóanyagoknak a másik növény általi érzékelése jobban növeli a rátermettséget, mint más anyagoké, mert a virágok illékony anyagai a beporzás, a megtermékenyítés esélyeiről, lehetőségéről, állapotáról szolgáltatnak információt (CARUSO és PARACHNOWITSCH 2016). Azonban a növények más szervei is bocsátanak ki olyan illó, másodlagos anyagcsere termékeket, melyek, mint információ közvetítők növelhetik a növényeknek a helyhez kötöttségükkel, a talajba gyökerezettségükkel járó kihívások elhárításának esélyét (BALDWIN 2010), illetve más növényekkel és egyéb szervezetekkel kialakított kapcsolat közvetítői lehetnek (ŠIMPRAGA et al. 2013, 2016).

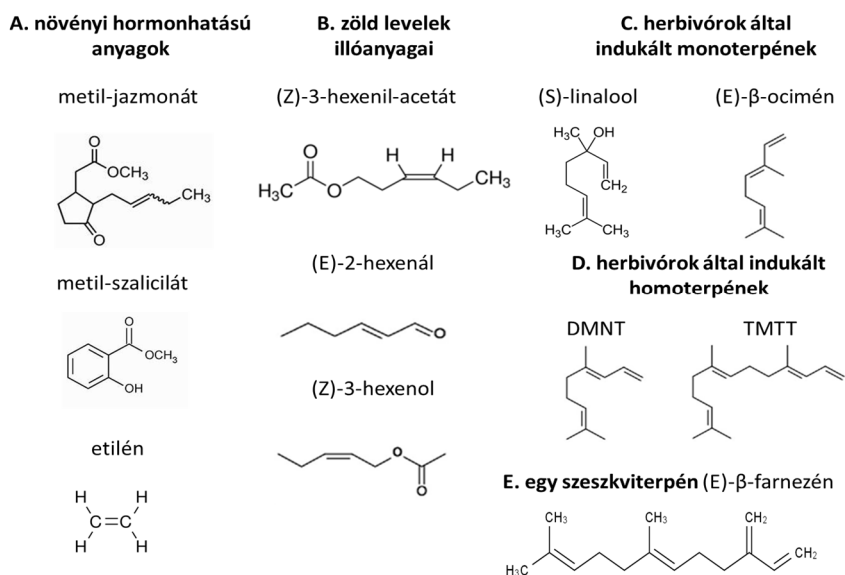
Feltételezik, hogy az illékony anyagok kezdeti, ősi funkciója a közvetlen védekezés volt (BALDWIN 2010). Ilyen anyagokat, kis mennyiségben ugyan, de a sértetlen, ép növény is termel, például érintés hatására is (MARKOVIC et al. 2019), de herbivórok vagy patogének támadása esetén a növény csaknem minden része (a levelektől a gyökerekig) nagyobb mennyiségben képes kibocsátani. Például az éger (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) levelei rovarrágás esetén etilént, illetve mono-, szeszkvi- és homoterpéneket bocsátanak ki, míg a növény-növény közti jelátvitelben olyan illóanyagok vesznek részt, mint az etilén, a β -ocimén, a DMNT (C11): (E)-4,8-dimetil-1,3,7-nonatrién, és a TMTT (C16): (E,E)-4,8,12-trimetiltrideka-1,3,7,11-tetraén (TSCHARNTKE et al. 2001). A növényi illóanyagok elsősorban a terpenoidok, a fenilpropanoidok, zsírsavszármazékok és aminosav származékok közül kerülnek ki (DUDAREVA et al. 2013). A legnagyobb csoportot a terpenoidok képezik. Néhány, a kommunikációban résztvevő, indukálható képződésű vegyület szerkezetét mutatja az 1. ábra. Több közülük növényi hormonként ismert (etilén, metil-szalicilát, metil-jazmonát), mások a zöld levelek által kibocsátott illó anyagok „green leaf volatiles” (GLV) elnevezésű csoportot alkotják, míg néhány további példa a terpenoidok nagy családját reprezentálja.

Ezeknek a növények által termelt és kibocsátott anyagoknak a szintéziséről viszonylag sokat tudunk már. Az ilyen anyagokról, fiziológiai és ökológiai funkcióikról számos összefoglaló cikk született az elmúlt néhány évben is (lásd DAS et al. 2013, SCALA et al. 2013, YONEYA és TAKABAYASHI 2014, DONG et al. 2016, ARIMURA és PEARSE 2017, BLANDE 2017, MEENA et al. 2017, NINKOVIC et al. 2019).

Az evolúció során a növények először mikroorganizmusokkal kerültek kapcsolatba, majd jóval később a rovarokkal, és mindkét csoporttal szemben bonyolult felismerési és védekezési stratégiákat alakítottak ki (MITHÖFER és BOLAND 2012). A mikrobák – és nem csak a patogének, hanem a mutualisták is – illóanyagok kibocsátását váltják ki a növényekben (SHARIFI et al. 2018). Feltételezhető, hogy a mikroorganizmusokkal szemben

kialakítottakon alapulnak a rovarokkal szemben alkalmazott kémiai védő mechanizmusok is. Ezek a kapcsolatok és mechanizmusok hosszas koevolúció során formálódtak (MITHÖFER és BOLAND 2016).

A növények, helyhez kötöttek lévén, nem tudnak elmenekülni a veszélyek elől, ezért kényszerülnek arra, hogy kémiai és fizikai úton védjék meg magukat, elriasztva, mérgezve a herbivórokat – ezek a közvetlen védekezés eszközei – mely védekezés során szövetük elriasztóvá, mérgezővé vagy hozzáférhetetlenné válnak (STENBERG et al. 2015). Ezen kívül vannak közvetett védekezési módszerek is, melyek a növényevők természetes ellenségeinek a vonzását eredményezik. Ez utóbbi védekezésnek két fő típusa ismert: az egyik az ellenszolgáltatás alapú védelem (reward based defense), amikor a növény a fogyasztója ragadozójának táplálékot vagy elhelyezést kínál, a másik az információ alapú védelem (information based defense), amikor a növény által kibocsátott illóanyagok révén a herbivór ellensége értesül a növényevő jelenlétéről és helyéről (KESSLER és HEIL 2011). A szomszédos növényekből származó illóanyagok információt szolgáltathatnak az azonos, illetve más fajú, akár kompetitor növények jelenlétéről, a szomszédos növények herbivórok általi érintettségéről, és a mechanikailag sértett növényekről is (NINKOVIC et al. 2019).



1. ábra. Néhány, a növényen belüli, a fajon belüli és a fajok közötti kommunikációban szerepet játszó indukálható illóanyag kémiai szerkezete. A: Metil-jazmonát, metil-szalicilát, etilén – növényi hormonhatású anyagok; B: (Z)-3-hexenil-acetát, (E)-2-hexenál, (Z)-3-hexenol – a zöld levelek mechanikai sérülésének hatására képződő illóanyagok (GLV); C: (S)-linalool, (E)-β-ocimén – herbivórok által indukált monoterpének; D: DMNT (C11), azaz (E)-4,8-dimetil-1,3,7-nonatrién, TMTT (C16), azaz (E,E)-4,8,12-trimetiltrideka-1,3,7,11-tetraén – herbivórok által indukált homoterpének; E: (E)-β-farnezen – egy szeszkviterpén anyag.

Fig. 1. Chemical structure of some inducible volatile organic compounds functioning in intraspecific and interspecific plant communication. A: methyl-jasmonate, methyl-salicylate – volatile plant hormones; B: (Z)-3-hexenyl-acetate, (E)-2-hexenal, (Z)-3-hexenol – green leaf volatiles induced by mechanical damage; C: (S)-linalool, (E)-β-ocimene – monoterpenes induced by herbivore attack; D: DMNT (C11): (E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene, TMTT (C16): (E,E)-4,8,12-trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraene – homoterpenes induced by herbivore attack; E: (E)-β-farnesene – a sesquiterpene (C10) compound.

Az illékony anyagok nemcsak a sérült, károsított növénytől az egészséges szomszédjához vezető jelátvitelben játszanak fontos szerepet, hanem a növényevő által károsított növényi részből ugyanazon egyed távolabbi, ép részébe is ezeknek a közvetítésével juthat el az információ. Egy levelet károsító herbivór, pl. levéltetű, hernyó, illetve nekrotróf gomba, vagy patogének által okozott sérülés esetén, a levélben termelt anyagok – azon kívül, hogy eléri a szomszéd növényt is – ugyanazon növény más leveleire is hatnak. A fajon belüli jelátvitel esetében az illékony anyagok közreműködnek a károsítók elleni közvetlen védelemben pl. proteinázgátlók és fenolos anyagok termelésével, illetve a közvetett védelemben is, mint pl. az illékony anyagok és az egyik jelátvivő hormon, a jázmonsav szintézisének kiváltása révén. Egy nyárfa hibriden (*Populus tremula* L. x *tremuloides* Michx.) végzett kísérletből kitűnt, hogy a felsőbb hajtásokat érintő rágás a nem károsított alsó hajtásokban illóanyag kibocsátást váltott ki. Akkor is bekövetkezett ez a hatás, ha bizonyítottan nem volt vaszkuláris kapcsolat a vizsgált felső és alsó levelek közt. Amikor megakadályozták a levegőn át történő kontaktust, akkor az illóanyagok képződésének szisztemikus indukciója csaknem teljesen megszűnt. Mindez azt mutatja, hogy a rovarrágás hatása nem a szállító edényeken át, hanem azt megkerülve, a légtéren keresztül érvényesült (LI és BLANDE 2017). Más fajhoz tartozó növények esetében ezek a folyamatok hasonlóképpen zajlanak le. Ezek a légtéren keresztül kiváltott reakciók a nem sérült növény szempontjából előnyösek, mert így az még a károsító közvetlen hatása előtt „informálódik” a potenciális veszélyről. Egyértelmű adatok vannak arra vonatkozóan is, hogy az élősködő növények gazdanövényeiket is az illékony anyagok révén ismerik fel (RUNYON et al. 2006, MESCHER et al. 2006).

Az indukált védekezésnek a felhasználási lehetőségét a mezőgazdaságban már korábban felismerték, de a kutatások elsősorban a növényevők ragadozóinak vonzására irányultak, semmint a gazdanövény rezisztenciájára (ALBA et al. 2012). Az illóanyagok gyakorlati célú alkalmazásának legsikeresebb módja az ún. push-pull módszer (PICKETT és KAHN 2016), aminek a lényege az, hogy a természetű haszonnövény sorai közé olyan más faj egyedeit ültetik, melyek kibocsátott anyagaikkal elriasztják a herbivókat a haszonnövény közeléből. Az adott terület széleire pedig egy olyan más fajt ültetnek, ami csalogatja ezeket a növényevőket, így tartva távol azokat a termesztett növénytől. A kultúrnövényekben indukált közvetlen védő válaszreakciók megismerése és felhasználása még nagyobb lehetőségeket hordoz a mezőgazdasági növényvédelemben, mint a fentiekben leírt közvetett védelemé (KARBAN 2019).

A növényi kommunikáció kutatásának kezdeti időszakától kezdve gyakran vizsgált háromfogú üröm (*Artemisia tridentata* Nutt.) herbivór hatására kibocsátott illékony anyagainak sokfélesége azt mutatta, hogy a vizsgált egyedek a jellemzőik alapján két kemo típúsbba voltak sorolhatók. Az azonos kemo típúsbú egyedek hatékonyabban kommunikáltak egymással, mint a különbözöek, amiböl arra következtek, hogy a növények különbséget tudnak tenni rokonok és idegenek közt. Ennek eredményeként a rokonok kisebb herbivór hatást szenvedtek el, mint a más kemo típúsbba tartozó idegenek (KARBAN et al. 2014). Különbéseket mutattak ki eltérő földrajzi területekröl, egymástól több mint 200 km-röl származó egyedek közt is a kibocsátott illóanyagok és ennek megfelelően a másik növényben kiváltott védő hatás tekintetében (KARBAN et al. 2016). Ebböl arra következtek, hogy a növények – egyes madarak énekénél megfigyeltekhez hasonlóan – mintegy „helyi dialektusban” kommunikálnak. Feltételezik azt is, hogy a termelt illóanyagok minősége a károsító herbivórtól és a stressz jellegétöl is függhet (MOREIRA és ABDALA-ROBERTS 2019).

Rokon egyedek vizsgálata azt mutatta, hogy az egy növényről származó klónok (meggyökereztetett hajtások), vagy egy fa és a magjaiból kikelt utódok között hatékonyabb a kommunikáció, mint a genetikailag különböző egyedek között (KARBAN és SHIOJIRI 2009). Ennek oka valószínűleg az lehet, hogy a közeli rokonok azonos illóanyag kompozíciót bocsátanak ki, s ugyanarra is érzékenyek (KARBAN et al. 2013). Ez viszont a kibocsátó fajfenntartása szempontjából lehet előnyös. Az egyedfejlődés során is változik az illóanyagok érzékelésének és ezáltal a kommunikációnak a képessége, mégpedig úgy, hogy a fiatal növény, vagy a növény fiatalabb része hatékonyabban válaszol a herbivórok közvetlen támadására, mint az idősebb hajtások vagy levelek (FUCHS és BOWERS 2004).

Az illóanyagok segíthetnek a növényeknek a környezethez való alkalmazkodásban és a kompetícióban is, akár allelopátiás hatás révén, akár csak azzal, hogy detektálják, azonosítják a szomszéd növényt és annak növekedési képességeit (KEGGE és PIERIK 2009, EFFAH et al. 2019). A kibocsátó növény kompetitív képességét azáltal is fokozzák, hogy a növény-rovar kölcsönhatást befolyásolják. Ennek egyik példája az, amikor az árpa (*Hordeum vulgare* L.) különböző fajtái által kibocsátott anyagok csökkentik a kibocsátó növény fogyaszthatóságát az egyik, egyébként károsító levéltetű faj számára (NINKOVIC et al. 2002). Vöröshere (*Trifolium pratense* L.) esetében a károsítók által kiváltott – elsősorban terpenoidokból álló – illóanyag termelés jóval erőteljesebb volt, amikor a növények más fajok között fejlődtek, azzal szemben, mintha fajtársaik közt fejlődtek volna (KIGATHI et al. 2013). A terpenoidok mind a föld felett, mind a talajban a herbivórok ellenségeinek jól ismert csalogatói (HILTPOD et al. 2010).

Az illóanyagok a növény védelmi rendszerébe egyes feltételezések szerint több úton integrálódhatnak: hormon prekursoroként szolgálhatnak, felvételük után toxinná alakulnak, a membránba épülhetnek, valamint receptor proteinekhez kötődhetnek. Ennek megfelelően hatásuk is többféle lehet. Ezek az utak egymással kölcsönhatásban is lehetnek, átfedhetik egymást (cross-talk), és a környezet változásainak megfelelő specifikus választ is kiválthatnak. Ezeknek a lehetőségeknek a kölcsönhatásai a védő reakció kiváltása helyett, akár annak elnyomását is eredményezhetik (ERB 2018).

Az illóanyagok érzékelése

A növényt érő aktuális inger érzékelésének momentuma önmagában nem detektálható. A jelérzékelés tényére csak a válaszreakcióból lehet következtetni, míg ha nincs válasz, akkor nem lehet (SCHENK és SEABLOM 2010). A kis molekulásúlyú, könnyű illékony anyagok gyorsan diffundálnak a közvetlen környezetbe, és az atmoszférában felhígulnak. Az ilyen anyagok jelfunkciója a kibocsátó növény levélzetére korlátozódik, mint egy szisztemikus, levélen belüli szignál, illetve a közvetlen érintkező szomszédokra hat. A kevésbé illékony, nehezebb anyagok, mint például a metil-jazmonát, vagy olyan aromás vegyületek, mint a metil-szalicilsav, vagy a zöld levelek által kibocsátott illékony anyagok (GLV-k) inkább nagyobb távolságig ható szignálként működnek (BALDWIN et al. 2006).

Paradicsomon kimutatták, hogy a herbivórok által érintett növényektől származó illékony anyagoknak – különösen a GLV vegyületeknek – mint jeleknek az érzékelését a szomszéd növényekben másodperceken belül lezajló korai jelenségek, a plazmamembrán potenciál változása és a citoszol $[Ca^{2+}]$ emelkedése közvetíti. A kis molekulásúlyú illékony anyagok, mint a GLV-k, azonnali, gyorsabb és erősebb választ váltanak ki, mint a nagyobb molekulásúlyúak, mint pl. a monoterpének vagy szeszkviterpének (ZEBELO et al. 2012),

bár valószínű, hogy ez utóbbiak metabolizálódva szolgálnak jelként.

Holdbabon (*Phaseolus lunatus* L.) végzett kísérletek alapján megállapították, hogy a nonanal és a metil-szalicilát jelentősen növeli a növények baktériumos betegségekkel szembeni ellenállását. A nonanal esetében ehhez már elég volt 6 órás kitettség, a metil-szalicilát esetében hosszabb, 24 órás expozícióra volt szükség a rezisztencia jelentős fokozódásához (GIRON-CALVA et al. 2012). Ebből arra következtek, hogy a növények reagálásához, a védekezési reakció indukálásához elengedhetetlen az illatanyagok bizonyos mennyiségének felhalmozódása.

Ha az illékony jel elég erős, akkor közvetlenül kiváltja a védekező reakciót. Ha a jel nem elég erős, akkor az történik, hogy a recipiens növények képessé válnak arra, hogy egy jövőbeli károsító hatással szemben a védőgének fokozott aktiválása révén erősebben, gyorsabban válaszoljanak (ARIMURA és PEARSE 2017). Ez a jelenség a „priming”, amikor a jelet kapó növény nem ad közvetlenül védekező válaszreakciót a herbivór indukálta illóanyagra, de felkészül egy, a jövőben esetleg bekövetkező kártétel kivédésére. Ez az „emlékezet” a védekező válasz jóval gyorsabb és erőteljesebb kiváltását teszi lehetővé a kártevők/kórokozók tényleges megjelenése esetén. Ezt az „emlékezetet”, ami esetenként több napig is megmaradhat, a gének epigenetikus szabályozása, pl. DNS demetilációja vagy a hisztonok poszttranszlációs acetilációja teszi lehetővé. Ezek az epigenetikus mechanizmusok a gének aktiválását megkönnyítik, anélkül, hogy az adott DNS szekvencia megváltozna. Az epigenetikus folyamatok nem igényelnek jelentős anyagcsere változást, ami kedvező a recipiens növény számára, mert minimalizálja az illóanyaggal közvetített információ emléknnyommá való átalakulásának költségeit (ALI et al. 2013).

A kommunikáció hatékonyságát befolyásoló tényezők

Az illóanyagokban kódolt információ nem mindig egyértelmű, ugyanis a kibocsátott illóanyag elég a növény, vagy csak egy levél anyagcsere állapotának „ujjlenyomata”, ezért bármi, ami megváltoztatja ezt az állapotot, pl. valamilyen stressz, az hat ennek információtartalmára. A környezet változásai az illóanyagok információtartalmát felhasználó más növényekre vagy rovarokra is hatnak, ami megváltoztathatja a kapott információ feldolgozhatóságát, értékelését (WILSON et al. 2015).

Mivel a növényi jelérzékelés nem olyan érzékeny, mint a rovaroké, ezért valószínű, hogy az illóanyagok növényi érzékelését a légkör zavarai is jobban érintik, és az atmoszférikus oxidánsokkal bekövetkező reakciók még inkább rövidítik a hatótávolságot (BLANDE et al. 2014). Mindez azt jelzi, hogy a kibocsátónak nagyobb koncentrációban kell kijuttatnia az anyagot ahhoz, hogy a fogadó növényhez már érzékelhető koncentrációban jusson el.

Az illékony anyagokat zavaró tényezők közt jelentős szerepe van a légmozgásnak, a levegő erős hígító hatása ugyanis a hatótávolságot jelentősen csökkenti (HEIL és KARBAN 2010). Legtöbbször a hatás a növények közti távolság növekedésével arányosan, monoton csökken, mint azt égerfa (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) esetében kimutatták (DOLCH és TSCHARNTKE 2000). Holdbabbal (*Phaseolus lunatus* L.) kapott eredmények szerint a kibocsátott illékony anyag az 50 cm-re fejlődő fajtársban is rezisztenciát tudott kiváltani növényevőkkel és patogénekkal szemben (HEIL és ADAME-ALVAREZ 2010). Egyes szerzők korábban ennél sokkal messzebb érő hatást észleltek (TSCHARNTKE et al. 2001), de abban valószínűleg a talajon keresztüli kapcsolatok is szerepet játszottak (YONEYA és TAKABAYASHI 2014). A recipiens növény érzékenysége az egyes vegyületekre, illetve azok speciális

elegyére a jelmolekulák koncentrációjától és az expozíció időtartamától is függ, ami a növényi választ még komplexebbé teszi.

Az illékony anyagok élettartama a levegőben az ott levő reakcióképes anyagoktól, különösen a légköri oxidánsoktól függ, mint az ózon, hidroxil gyökök, nitrát gyökök, valamint az UV sugárzástól, mert ezek más hatásokhoz képest jóval nagyobb mértékben képesek degradálni az illó szerves anyagokat (HOLOPAINEN és GERSHENZON 2010).

Az illékony anyagokat a növényen belül képződő reaktív oxigénformák által is érheti degradáló hatás. Ez a degradáció lehet enzimatis és nem-enzimatis folyamat eredménye, de az is lehet, hogy kibocsátásukat, tárolásukat, vagy ismételt lerakódásukat befolyásolják egyes fizikokémiai szabályozók (NIINEMETS et al. 2014).

A légköri oxidánsok a kibocsátott illóanyagokat nem azonos mértékben degradálják (HOLOPAINEN és GERSHENZON 2010), ami azt eredményezi, hogy a növény által kibocsátott anyagok eredeti aránya egy kevésbé nyugodt területen viszonylag rövid távolságon belül is jelentősen megváltozhat (MCFREDERIK et al. 2009). Feltételezik, hogy ez a rovarok tájékozódását is befolyásolja (ŠIMPRAGA et al. 2016). A hatást nem csak az oxidációs folyamatok befolyásolják, hanem az illóanyagoknak más abiotikus stresszorok hatására bekövetkező degradációja is (BLANDE et al. 2014).

Akusztikus érzékelés. Kommunikáció?

Az újabb, korszerű mérési technikák megteremtették annak lehetőségét, hogy kimutassák, a növények valóban képesek-e akusztikus jelek képzésére, és ugyanakkor képesek-e érzékelni a környezetből őket érő jeleket. A hang képzése energetikailag „olcsóbb”, mint bármilyen illékony anyag szintézise (GAGLIANO 2012, GAGLIANO et al. 2012). Ez igaz, de a hanghatás következményei jelentős energiaigényűek lehetnek (BAILEY et al. 2013).

Akusztikus jelek képzésére vonatkozó korábbi eredmények arra utalnak, hogy szárazság következtében a vízszállító rendszerben, rendkívül száraz környezetben, a transpiráció által okozott nyomásváltozás hatására a vízoszlop megszakad, buborékok képződnek, kavitáció alakul ki, ami spontán hangképződéssel jár (PERKS et al. 2004, LASCHIMKE et al. 2006). Egy újabb speciális technika révén lehetséges volt a kibocsátott hang alapján azonosítani a növény állapotát, azt, hogy szárad, levágták, vagy intakt-e (KHAIT et al. 2018). Feltételezik, hogy ezek az ultrahang tartományba tartozó jelek a szárazságstressznek kitett fákban nem csak a vízoszlop megszakadásakor keletkeznek, hanem más, a szövetek víztartalmától függő fiziológiai folyamatokból is származhatnak, mint a légzés és/vagy a kambialis növekedés (ZWEIFEL és ZEUGIN 2008). E jelek kommunikációs szerepe kérdéses. Más forrásból származó hangokat is tapasztaltak, de ezek kommunikációs szerepére nincs bizonyíték, valamint arról sincs ismeretünk, hogy ezek pontosan hol, s hogyan képződnek.

Az bizonyítottnak tűnik, hogy a növények képesek érzékelni rezgéseket. Erre számos kutatási eredmény utal, melyek közül csak néhány újabbat emelünk ki.

Laboratóriumi kísérletben egy ligetszépe faj, az *Oenothera drummondii* Hook virágai, melyeket egy repülő méh hangjának, vagy azzal azonos frekvenciájú mesterséges hangnak tettek ki, 3 percen belül edesebb nektárt termelt, növelve ezzel a beporzás esélyét. Kimutatták, hogy az érzékelő maga a virág volt, melynek porzószállai jöttek rezgésbe, amely rezgést a növényekben általános mechanoreceptorok érzékelték (VEITS et al. 2019). A lúdfű (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) gyökerei 2 héten át 200 Hz-es hullámoknak kitéve pozitív fonotropizmust, azaz a rezgés forrása felé irányuló növekedést mutattak. A hanghullámok

perceken belül a citoszol Ca^{2+} tartalmának emelkedését okozták, ami a plazmamembránon keresztüli influxon és a belső forrásokból eredő effluxon alapult (RODRIGO-MORENO et al. 2017).

A mechanikai rezgésekre a membránokban nagy számban található mechanoszenzitív csatornák lehetnek érzékenyek (HASWELL et al. 2011). A hanghullámok a membránok tenziójában, feszültségi állapotában okozhatnak változásokat, melyek beindítják e csatornák aktiválását keresztül a jelátviteli kaskádokat. Ennek egyik lehetséges modelljét MISHRA és mtsai (2016) írták le.

Arra vonatkozóan is vannak eredmények, hogy bizonyos frekvenciájú hangok hatására mely biokémiai, fiziológiai folyamatok reagálnak. Kimutatták, hogy a csírázás és a növekedés mértéke megváltozik, ami számos molekuláris folyamattal, többek közt a génexpresszió transzkripcionális szintű befolyásolásával függhet össze (GHOS et al. 2016). 125 és 250 Hz-es hang hatására a fotoszintézisben szerepet játszó számos enzim génje specifikusan indukálódott (JEONG et al. 2008). Ezen részeredmények ellenére számos további kérdés megválaszolatlan, például az, hogy a válaszreakció mely része specifikus a hangra, valamint az is, hogy a növény képes-e a hangot és más mechanikai hatást megkülönböztetni.

Passzív hangjelzést már megfigyelték, amikor egy kancsóka faj (*Nepenthes hemsleyana* Macfarl.) a denevérek által kibocsátott ultrahangokat képes volt sajátos módon visszaverni. A növénynek az ultrahangot visszaverő, speciális struktúrái alakultak ki, ami által állati partnerei, a denevérek csalogatására vált képessé (SCHÖNER et al. 2015). Ezt a jelenséget, amit echolokációnak neveznek (SCHÖNER et al. 2016), más, a denevérek beporzó működésére utalt növényekben korábban is megfigyelték (SIMON et al. 2011).

Ma még pontosan nem ismert, hogy a növény hogyan érzékeli a hangot, annak ellenére sem, hogy egyre több információ van a különböző hullámhosszú hangokra adott válaszokról, így a különböző növényfajok válaszairól is. A növények a hangokat egy azonosítatlan szervvel érzékelik. Kérdéses, hogy dobhártya nélkül fizikailag hogyan ismeri fel a növény a hangjelek erősségét, hullámhosszát, és hogyan integrálja mindezt az információt a növényi sejtben (JUNG et al. 2018). Kétséges az akusztikus kommunikáció szerepe azért is, mert a növények által keltett hangok még laborkísérletekben is csak nagyon kis távolságon belül érzékelhetők egyáltalán (KHAIT et al. 2018, JUNG et al. 2018). Az akusztikus kommunikációval kapcsolatos eredmények az általános elfogadottságtól még messze vannak. Éppen ezért sokan vitatják, hogy egyáltalán indokolt-e, lehetséges-e növényi akusztikus kommunikációról beszélni.

Kitekintés

Az elsősorban illékony anyagokkal kapcsolatos számos új tudományos eredmény ellenére a növényi kommunikáció teljes megértésétől még messze vagyunk, sőt sokan még ma is megoldatlan rejtélynek tartják. Ugyanakkor elképzelhető, hogy a növényi kommunikáció eszközeinek, módszereinek pontosabb megismerése révén, eljön az olyan transzgenikus haszonnövények ideje is, amelyek kiváló kommunikációs képességekkel rendelkeznek, melyek képesek beporzókat, szimbiotikus partnereket, illetve a patogének és a herbivórok természetes ellenségeit csalogatni, vagy éppen a herbivórokat távol tartani. A precíziós mezőgazdaság korszaka esetleg lehetőséget adhat majd arra is, hogy egyes kommunikációs jeleket, csatornákat érzékelve vagy modulálva a növények növekedését, stressztolerancia, vagy védekezési rendszerét felkészíthessük az előre látható stresszhatásokra.

Irodalomjegyzék

- ALBA J. M., BLEEKER P. M., GLAS J. J., SCHIMMEL B., C., J., VAN WIJK M., SABELIS M., W., SCHUURINK R., C., KANT M.R. 2012: The impact of induced plant volatiles on plant-arthropod interactions. *Arthropod-Plant Interactions* In: Smagghe G., Diaz I. (eds) *Arthropod-Plant Interactions*. Progress in Biological Control, vol. 14., Springer, Dordrecht, pp. 15–73. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3873-7_2
- ALI M., SUGIMOTO K., RAMADAN A., ARIMURA G. 2013: Memory of plant communications for priming anti-herbivore responses. *Scientific Reports* 3: 1872. <https://doi.org/10.1038/srep01872>
- ARIMURA G., PEARSE I. S. 2017: From the lab bench to the forest: ecology and defence mechanisms of volatile-mediated 'talking trees'. *Advances in Botanical Research* 82: 3–17. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.08.001>
- BAILEY N. W., FOWLER-FINN K. D., REBAR D., RODRIGUEZ R. L. 2013: Green symphonies or wind in the willows? Testing acoustic communication in plants. *Behavioral Ecology* 24: 797–798. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars228>
- BALDWIN I. T. 2010: Plant volatiles. *Current Biology* 20(9): 392–397. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.02.052>
- BALDWIN I. T., HALITSCHKE R., PACHOLD A., VON DAHL C. C. 2006: Volatile signalling in plant-plant interactions: „Talking trees” in the genomics era. *Science* 311: 812–815. <https://doi.org/10.1126/science.1118446>
- BALDWIN I. T., SCHULTZ J. C. 1983: Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science* 221: 277–279. <https://doi.org/10.1126/science.221.4607.277>
- BLANDE J. D. 2017: Plant communication with herbivores. *Advances in Botanical Research* 82: 281–304. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.09.004>
- BLANDE J. D., HOLOPAINEN J. K., NIINEMETS Ü. 2014: Plant volatiles in polluted atmospheres: Stress responses and signal degradation. *Plant, Cell and Environment* 37: 1892–1904. <https://doi.org/10.1111/pce.12352>
- CARUSO CH. M., PARACHNOWITSCH A. L. 2016: Do plants eavesdrop on floral scent signals? *Trends in Plant Science* 21(1): 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.09.001>
- DAS A., LEE S-H., HYUN T. K., KIM S-W., KIM J-Y. 2013: Plant volatiles as method of communication. *Plant Biotechnology Reports* 7: 9–26. <https://doi.org/10.1007/s11816-012-0236-1>
- DOLCH R., TSCHARNTKE T. 2000: Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. *Oecologia* 125(4): 504–511. <https://doi.org/10.1007/s004420000482>
- DONG F., FU X., WATANABE N., SU X., YANG Z. 2016: Recent advances in the emission and functions of plant vegetative volatiles. *Molecules* 21: 124–133. <https://doi.org/10.3390/molecules21020124>
- DUDAREVA N., KLEMPHEN A., MUHLEMANN J. K., KAPLAN I. 2013: Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist* 198: 16–32. <https://doi.org/10.1111/nph.12145>
- EFFAH E., HOLOPAINEN J. K., MCCORMICK A. C. 2019: Potential roles of volatile organic compounds in plant competition. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 38: 58–63. <https://doi.org/10.1016/j.ppes.2019.04.003>
- ERB M. 2018: Volatiles as inducers and suppressors of plant defense and immunity – origins, specificity, perception and signaling. *Current Opinion in Plant Biology* 44: 117–121. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.008>
- FUCHS A., BOWERS M. D. 2004: Patterns of iridoid glycoside production and induction in *Plantago lanceolata* and the importance of plant age. *Journal of Chemical Ecology* 30(9): 1723–1741. <https://doi.org/10.1023/b:joc.0000042398.13765.83>
- GAGLIANO M. 2013: Green symphonies: call for studies on acoustic communication in plants. *Behavioral Ecology* 24(4): 789–796. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars206>
- GAGLIANO M., MANCUSO S., ROBERT D. 2012: Towards understanding plant bioacoustics. *Trends in Plant Science* 17(6): 323–325. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.03.002>

- GIRÓN-CALVA P. S., MOLINA-TORRES J., HEIL M. J. 2012: Volatile dose and exposure time impact perception in neighboring plants. *Journal of Chemical Ecology* 38: 226–228.
<https://doi.org/10.1007/s10886-012-0072-3>
- GOSH R., MISHRA R. C., CHOI B., KWON Y. S., BAE D. W., PARK S-C., JEONG M-J., BAE H. 2016: Exposure to sound vibrations lead to transcriptomic, proteomic and hormonal changes in *Arabidopsis*. *Scientific Reports* 6: 33370. <https://doi.org/10.1038/srep33370>
- HASWELL E. S., PHILLIPS R., REES D.C. 2011: Mechanosensitive channels: what can they do and how do they do it? *Structure* 19(10): 1356–1369. <https://doi.org/10.1016/j.str.2011.09.005>
- HEIL M., ADAME-ÁLVAREZ R. M. 2010: Short signalling distances make plant communication a soliloquy. *Biology Letters* 6: 843–845. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0440>
- HEIL M., KARBAN R. 2010: Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology and Evolution* 25(3): 137–144. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.09.010>
- HILTPOLD I., TOEPFER S., KUHLMANN U., TURLINGS T. C. J. 2010: How maize root volatiles affect the efficacy of entomopathogenic nematodes in controlling the western corn rootworm? *Chemoecology* 20(2): 155–162. <https://doi.org/10.1007/s00049-009-0034-6>
- HOLOPAINEN J. K., GERSHENZON J. 2010: Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. *Trends in Plant Sciences* 15(3): 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.01.006>
- JEONG M-J., SHIM C-K., LEE J-O., KWON H-B., KIM Y-H., LEE S-K., BYUN M-O., PARK S-C. 2008: Plant gene responses to frequency-specific sound signals. *Molecular Breeding* 21: 217–226.
<https://doi.org/10.1007/s11032-007-9122-x>
- JUNG J., KIM S-K., KIM J. Y., JEONG M-J., RYU C-M. 2018: Beyond chemical triggers: Evidence for sound-evoked physiological reactions in plants. *Frontiers in Plant Science* 9: 25.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00025>
- KARBAN R. 2008: Plant behaviour and communication. *Ecology Letters* 11: 727–739.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01183.x>
- KARBAN R. 2020: The ecology and evolution of induced responses to herbivory and how plants perceive risk. *Ecological Entomology* 45(1): 1–9. <https://doi.org/10.1111/een.12771>
- KARBAN, R., SHIOJIRI K. 2009: Self-recognition affects plant communication and defense. *Ecology Letters* 12: 502–506. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01313.x>
- KARBAN R., SHIOJIRI K., ISHIZAKI S., WETZEL W. C., EVANS R. Y. 2013: Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20123062.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2012.3062>
- KARBAN R., WETZEL W. C., SHIOJIRI K., ISHIZAKI S., RAMIREZ S. R., BLANDE J. D. 2014: Deciphering the language of plant communication: volatile chemotypes of sagebrush. *New Phytologist* 204: 380–385.
<https://doi.org/10.1111/nph.12887>
- KARBAN R., WETZEL W. C., SHIOJIRI K., PEZZOLA E., BLANDE J. D. 2016: Geographic dialects in volatile communication between sagebrush individuals. *Ecology* 97(11): 2917–2924.
<https://doi.org/10.1002/ecy.1573>
- KEGGE W., PIERIK R. 2009: Biogenic volatile organic compounds and plant competition. *Trends in Plant Science* 15(3): 126–132. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.007>
- KESSLER A., HEIL M. 2011: The multiple faces of indirect defences and their agents of natural selection. *Functional Ecology* 25: 348–357. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01818.x>
- KHAIT I., LEWIN-EPSTEIN O., SHARON R., SABAN K., PERELMAN R., BOONMAN A., YOVEL Y., HADANY L. 2019: Plants emit informative airborne sounds under stress. <https://doi.org/10.1101/507590>
- KIGATHI R. N., WEISSER W. W., VEIT D., GERSHENZON J., UNSICKER S. B. 2013: Plants suppress their emission of volatiles when growing with conspecifics. *Journal of Chemical Ecology* 39(4): 537–545.
<https://doi.org/10.1007/s10886-013-0275-2>

- LASCHIMKE R., BURGER M., VALLEN H. 2006: Acoustic emission analysis and experiments with physical model systems reveal a peculiar nature of the xylem tension. *Journal of Plant Physiology* 163: 996–1007. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.05.004>
- LEACH J. E., TRIPLETT L. R., ARGUESO C. T., TRIVEDI P. 2017: Communication in the phytobiome. *Cell* 169(4): 587–596. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.04.025>
- LI T., BLANDE J. D. 2017: Volatile-mediated within-plant signaling in hybrid aspen: required for systemic responses. *Journal of Chemical Ecology* 43(4): 327–338. <https://doi.org/10.1007/s10886-017-0826-z>
- MARKOVIC D., COLZI I., TATTI C., RAY S., SCALONE R., ALI J. G., MANCUSO S., NINKOVIC V. 2019: Airborne signals synchronize the defenses of neighboring plants in response to touch. *Journal of Experimental Botany* 70(2): 691–700. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery375>
- McFREDERICK Q. S., FUENTES J. D., ROULSTON T., KATHILANKAL J. C., LERDAU M. 2009: Effects of air pollution on biogenic volatiles and ecological interactions. *Oecologia* 160(3): 411–420. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1318-9>
- MEENA R. K., JANGRA S., WADHWA Z., MONIKA, WATI L. 2017: Role of plant volatiles in defense and communication. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 6(4): 300–313. <https://doi.org/10.20546/ijemas.2017.604.033>
- MESCHER M. C., RUNYON J. B., DE MORAES C. M. 2006: Plant host finding by parasitic plants. A new perspective on plant to plant communication. *Plant Signaling and Behavior* 1(6): 284–286. <https://doi.org/10.4161/psb.1.6.3562>
- MISHRA R. C., GHOSH R., BAE H. 2016: Plant acoustics: in the search of a sound mechanism for sound signaling in plants. *Journal of Experimental Botany* 67(15): 4483–4494. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw235>
- MITHÓFER A., BOLAND W. 2012: Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annual Review of Plant Biology* 63: 431–450. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>
- MITHÓFER A., BOLAND W. 2016: Do you speak chemistry? *EMBO Reports* 17(5): 626–629. <https://doi.org/10.15252/embr.201642301>
- MOREIRA X., ABDALA-ROBERTS L. 2019: Specificity and context-dependency of plant-plant communication in response to insect herbivory. *Current Opinion in Insect Science* 32: 15–21. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.09.003>
- NIINEMETS Ü., FARES S., HARLEY P., JARDINE K. J. 2014: Bidirectional exchange of biogenic volatiles with vegetation: emission sources, reactions, breakdown and deposition. *Plant Cell and Environment* 37: 1790–1803. <https://doi.org/10.1111/pce.12322>
- NINKOVIC V., OLSSON U., PETTERSSON J. 2002: Mixing barley cultivars affects aphid host plant acceptance in field experiments. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 102(2): 177–182. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2002.00937.x>
- NINKOVIC V., RENSING M., DAHLIN I., MARKOVIC D. 2019: Who is my neighbor? Volatile cues in plant interactions. *Plant Signaling and Behavior* 14(9): 1634993. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1634993>
- PEARSE I. S., HUGHES K., SHIOJIRI K., ISHIZAKI S., KARBAN R. 2013: Interplant volatile signaling in willows: revisiting the original talking trees. *Oecologia* 172: 869–875. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2610-2>
- PERKS M. P., IRVINE J., GRACE J. 2004: Xylem acoustic signals from mature *Pinus sylvestris* during an extended drought. *Annals of Forest Science* 61(1): 1–8. <https://doi.org/10.1051/forest:2003079>
- PICKETT J. A., KHAN Z. R. 2016: Plant volatile-mediated signalling and its application in agriculture: successes and challenges. *New Phytologist* 212(4): 856–870. <https://doi.org/10.1111/nph.14274>
- RHOADES D. F. 1983: Responses of alder and willow to attack by tent caterpillars and webworms: evidence for pheromonal sensitivity of willows. In: HEDIN P. A. (ed.): *Plant Resistance to Insects*. American Chemical Society Symposium Series, pp. 55–68. <https://doi.org/10.1021/bk-1983-0208.ch004>
- RODRIGO-MORENO A., BAZIHIZINA N., AZZARELLO E., MASI E., TRANB D., BOUTEAU F., BALUSKA F., MANCUSO S. 2017: Root phonotropism: Early signalling events following sound perception in *Arabidopsis* roots. *Plant Science* 264: 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.08.001>

- RUNYON J. B., MESCHER M. C., DE MORAES C. M. 2006: Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science* 313: 1964–1967. <https://doi.org/10.1126/science.1131371>
- SCALA A., ALLMANN S., MIRABELLA R., HARING M. A., SCHUURINK R. C. 2013: Green leaf volatiles: a plant's multifunctional weapon against herbivores and pathogens. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 17781–17811. <https://doi.org/10.3390/ijms140917781>
- SCHAEFER H. M., RUXTON G. D. 2011: Communication and the evolution of plant-animal interactions. In: SCHAEFER H. M., RUXTON G. D. (eds): *Plant-Animal Communication*, Oxford Univ. Press, Oxford, New York, pp. 1–20.
- SCHENK H. J., SEABLOM E. W. 2010: Evolutionary ecology of plant signals and toxins: a conceptual framework. In: BALUSKA F., NINKOVIC V. (eds): *Plant Communication from an Ecological Perspective, Signaling and Communication in Plants*. Springer-Verlag, Berlin. Heidelberg, pp. 1–19. https://doi.org/10.1007/978-3-642-12162-3_1
- SCHÖNER M. G., SCHÖNER C. R., SIMON R., GRAFE U., PULCHMAILLE S. J., JI L. L., KERTH G. 2015: Bats are acoustically attracted to mutualistic carnivorous plants. *Current Biology* 25(14): 1911–1916. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.054>
- SCHÖNER M. G., SIMON R., SCHÖNER C. R. 2016: Acoustic communication in plant-animal interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 32: 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.011>
- SHARIFI R., LEE S.-M., RYU C.-M. 2018: Microbe-induced plant volatiles. *New Phytologist* 220: 684–691. <https://doi.org/10.1111/nph.14955>
- SIMON R., HOLDERIED M. W., KOCH C. U., VON HELVERSEN O. 2011: Floral acoustics: conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. *Science* 333: 631–633. <https://doi.org/10.1126/science.1204210>
- ŠIMPRAGA M., TAKABAYASHI J., HOLOPAINEN J. K. 2016: Language of plants: Where is the word? *Journal of Integrative Plant Biology* 58(4): 343–349. <https://doi.org/10.1111/jipb.12447>
- ŠIMPRAGA M., VERBEECK H., BLOEMEN J., VANHAECKE L., DEMARCKE M., JOÓ E., POKORSKA O., AMELYNCK C., SCHOON N., DEWULF J., VAN LANGENHOVE H., HEINESCH B., AUBINET M., STEPPE K. 2013: Vertical canopy gradient in photosynthesis and monoterpene emissions: An insight into the chemistry and physiology behind. *Atmospheric Environment* 80: 85–95. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2013.07.047>
- STENBERG J. A., HEIL M., ÅHMAN I., BJÖRKMAN C. 2015: Optimizing crops for biocontrol of pests and disease. *Trends in Plant Science* 20(11): 698–712. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.08.007>
- TSCHARNTKE T., THIESSEN S., DOLCH R., BOLAND W. 2001: Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology* 29(10): 1025–1047. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(01\)00048-5](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(01)00048-5)
- VEITS M., KHAIT I., OBOLSKI U., ZINGER E., BOONMAN A., GOLDSSTEIN A., SABAN K., SELTZER R., BEN-DOR U., ESTLEIN P., KABAT A., PERETZ D., RATZERSDORFER I., KRYLOV S., CHAMOVITZ D., SAPIR Y., YOVEL Y., HADANY L. 2019: Flowers respond to pollinator sound within minutes by increasing nectar sugar concentration. *Ecology Letters* 22: 1483–1492. <https://doi.org/10.1111/ele.13331>
- WILSON J. K., KESSLER A., WOODS H. A. 2015: Noisy communication via airborne infochemicals. *BioScience* 65(7): 667–677. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv062>
- YONEYA K., TAKABAYASHI J. 2014: Plant-plant communication mediated by airborne signals: ecological and plant physiological perspectives. *Plant Biotechnology* 31(5): 409–416. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.14.0827a>
- ZEBELO S. A., MATSUI K., OZAWA R., MAFFEI M. E. 2012: Plasma membrane potential depolarization and cytosolic calcium flux are early events involved in tomato (*Solanum lycopersicon*) plant-to-plant communication. *Plant Science* 196: 93–100. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.08.006>
- ZWEIFEL R., ZEUGIN F. 2008: Ultrasonic acoustic emissions in drought-stressed trees – more than signals from cavitation? *New Phytologist* 179: 1070–1079. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02521.x>

REVIEW

On the communication of plants – what happens above the ground?

Z. SZIGETI¹ and I. PARÁDI

Department of Plant Physiology and Molecular Plant Biology, Institute of Biology, Eötvös Loránd University; H-1117 Budapest, Pázmány Péter stny 1/c. Hungary; ¹szigzol@gmail.com

Accepted: 3 February 2020

Key words: chemical defence, plant acoustic sensing, plant communication, plant-herbivore communication, review, volatile organic compounds.

Communication exists in all forms and levels of life; therefore, plants do also communicate, which has been of interest for plant biologists for a long time. Modern methods developed in the last 30-40 years made it possible to investigate this phenomenon more closely. Plant communication means the transfer of information between plants or plants and other organisms in their environment. It can happen between individuals of the same or different species and it covers also the exchange of cues between the plants and their microbial pathogens, insects or even symbiotic partners. Its most frequent tool, i.e. the „language” of plants is the excretion and sensing of different organic volatiles. In the present study, we cover the function and perception of organic volatiles and the factors disturbing it. We present the early results of plant acoustic sensing or hypothesized acoustic communication.